

褐飞虱对噻嗪酮抗性的遗传分析

庄永林, 沈晋良*, 戴德江, 周威君

(南京农业大学植物保护学院农药科学系, 农业部病虫监测与治理重点开放实验室, 南京 210095)

摘要: 害虫的抗性遗传特性是影响其抗性发展的一个重要因子, 也是制订抗性治理对策的重要依据。我们采用稻茎浸渍法测定了褐飞虱 *Nilaparvata lugens* (Stål) 抗性和敏感亲本、正反交(F_1 、 F'_1)、自交(F_2 、 F'_2)及回交(BC)后代3龄若虫对噻嗪酮的剂量反应数据, 研究了褐飞虱对噻嗪酮的抗性遗传特性。结果表明: 正反交后代的显性度分别为 $-0.3153(F_1)$ 和 $-0.3763(F'_1)$, 表明抗性遗传为常染色体的不完全隐性; 将自交及回交后代的剂量反应数据进行单个主基因假设的卡方(χ^2)检验, 其卡方值分别为 $42.11(F_2)$ 、 $51.44(F'_2)$ 及 $93.57(BC)$, 均大于 $\chi^2_{0.05} = 15.51$ ($df = 8$), 表明其抗性是多基因控制的。还讨论了褐飞虱对噻嗪酮的抗性治理策略。

关键词: 褐飞虱; 稻茎浸渍法; 噻嗪酮; 抗性遗传

中图分类号: Q965.9 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2004)06-0749-05

Genetic analysis of resistance to buprofezin in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae)

ZHUANG Yong-Lin, SHEN Jin-Liang*, DAI De-Jiang, ZHOU Wei-Jun (Key Laboratory of Monitoring and Management of Plant Diseases and Insects, Ministry of Agriculture, Department of Pesticide Science, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: The inheritance of pest-insect's resistance to insecticide is not only an important factor affecting the development of resistance but also the basis for formulating resistance management strategy. The inheritance of resistance to buprofezin in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål), was studied through assaying dose-response data of the third nymphs of resistant (R) and susceptible (S) parents, reciprocal crosses (F_1 and F'_1), self-bred (F_2 and F'_2) and backcross (BC) progenies to buprofezin with the rice-stem dipping method. The results showed that the main resistant gene was autosomal and incompletely recessive, with degree of dominance (D) $-0.3153(F_1)$ and $-0.3763(F'_1)$; the chi-square analysis results of the dose-response data of F_2 , F'_2 and BC progeny was 42.11, 51.44 and 93.57 respectively, all higher than $\chi^2_{0.05} = 15.51$ ($df = 8$), indicated that buprofezin resistance in the brown planthopper appears to be controlled by two or more genes. The resistance management tactics of *N. lugens* to buprofezin is also discussed here.

Key words: *Nilaparvata lugens*; rice-stem dipping method; buprofezin; inheritance of resistance

噻嗪酮(buprofezin, 商品名扑虱灵等)属昆虫生长调节剂类杀虫剂, 由于对褐飞虱 *Nilaparvata lugens* (Stål) 优异的防治效果, 长期以来一直是我国大面积防治褐飞虱的主要药剂品种之一, 因此, 褐飞虱对该药剂抗性的发展也成为人们关注的一个重要问题。

昆虫的抗药性是一种遗传性状, 遗传因子影响着抗性发展的速度, 研究抗性遗传学既是理解和解决抗性问题的理论基础, 也是设计合理的抗性治理

策略的关键, 因此它是研究抗性治理不可缺少的一个重要前提(Roush and Croft, 1986)。同时, 进行抗性遗传分析不仅能够确定抗性遗传模式, 而且对抗性机理的研究也很有用(Tsukamoto, 1983)。国内黎云根等(1983)曾就卫生害虫淡色库蚊 *Culex pipiens pallens* 对马拉硫磷抗性的形式遗传进行了研究, 目前对农业害虫的抗性遗传研究较多的是鳞翅目的小菜蛾 *Plutella xylostella* (Tabashnik, 1992; Liu and Tabashnik,

基金项目: 国家“九五”攻关项目(96-005-01-07)

作者简介: 庄永林, 男, 1971年7月生, 博士, 从事害虫抗药性及杀虫剂毒理研究, 现在张家港出入境检验检疫局工作, E-mail: jw_1980@163.com

* 通讯作者 Author for corresponding, E-mail: shenjl@public1.ptt.js.cn

收稿日期 Received: 2003-10-31; 接受日期 Accepted: 2004-02-10

1997;程罗根等,1999;李腾武等 2000)、烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* (Whitten, 1978)及棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (吴益东等,1995)等抗性发展较快的害虫,而对迁飞性害虫稻飞虱的抗性遗传研究却极少有报道。为了进行褐飞虱对噻嗪酮的抗性风险评估,我们在室内进行了抗性和敏感品系的筛选,并在此基础上研究了褐飞虱对噻嗪酮的抗性遗传特性,以便为褐飞虱的科学用药和抗性治理提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 供试昆虫与药剂

试虫:抗性亲本(R)以 1996 年采自安徽省安庆市农科所大田迁入代成虫,在室内饲养 10 代后的种群为原始种群,在随后 36 代的饲养过程中用噻嗪酮筛选 27 代所得的高抗种群;敏感亲本(S)以 1993 年采自江苏省江浦县植保站预测圃第 2 代成虫,在室内不接触药剂的情况下以汕优 63 饲养 63 代(6 年)后用单对选育法得到的敏感种群。褐飞虱室内饲养所用的水稻品种为汕优 63。

药剂:噻嗪酮为常州农药厂生产并提供的 25% 扑虱灵可湿性粉剂(wettable powder, WP),有效成分经气相色谱法分析测定合格。

1.2 生物测定方法

按照庄永林和沈晋良(2000)介绍的稻茎浸渍法测定褐飞虱 3 龄若虫对噻嗪酮的敏感性。测定数据用 Abbott 公式计算校正死亡率,根据 Finney(1971)机率值分析法采用本实验室建立的生物测定数据处理及管理系统(bioassay data processing and management system, BA)(沈晋良和吴益东,1995)求出毒力回归线及致死中浓度 LC_{50} 值。

1.3 抗性遗传分析方法

1.3.1 杂交组合(群体交配):(1)正交 $F_1: R_{\text{♀}} \times S_{\text{♂}}$;反交 $F'_1: S_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$;(2)回交:正交 F_1 代与 R 亲本回交 $BC(F_{1\text{♀}} \times R_{\text{♂}})$, $BC'(F_{1\text{♂}} \times R_{\text{♀}})$;(3)自交:正反交分别自交得到自交后代 $F_2(F_1 \times F_1)$ 和 $F'_2(F'_1 \times F'_1)$ 。

将 25% 噻嗪酮可湿性粉剂配制成 5~9 个系列浓度,用稻茎浸渍法分别测定敏感亲本(S)、抗性亲本(R)、正交(F_1)、反交(F'_1)、回交(BC)及自交(F_2 、 F'_2)后代 3 龄若虫对噻嗪酮的毒力回归线和 LC_{50} 。

1.3.2 确定抗性基因显隐性程度的估计方法:正交 F_1 及反交 F'_1 代的显性程度(D)可以从其与亲代毒

力回归线的 LC_{50} 进行估计。按 Stone(1968)提出的测定主要抗性基因显性度(degree of dominance, D)的 Falconer 公式计算显隐性程度: $D = [2 \times LD_{50}(RS) - LD_{50}(R) - LD_{50}(S)] / [LD_{50}(R) - LD_{50}(S)]$, 式中 $LC_{50}(R)$ 、 $LC_{50}(S)$ 和 $LC_{50}(RS)$ 分别为抗性亲本、敏感亲本及杂交 F_1 、 F'_1 代的 LC_{50} 值的对数值; $D = 1$ 时为完全显性; $D = -1$ 时为完全隐性; $D = 0$ 时为中间类型; $0 < D < 1$ 时为不完全显性; $-1 < D < 0$ 时为不完全隐性。

1.3.3 单个或多个抗性位基因的统计估计:采用 Tsukamoto(1983)介绍的方法,对抗性遗传方式进行分析。假设褐飞虱对噻嗪酮的抗性为单基因遗传,那么回交后代的 LD-P 线在死亡率 50% 处、自交 $F_2(F'_2)$ 代在死亡率 25% 或 75% 处应出现明显的平坡。如果不出现明显的平坡,表明抗性为 2 个或 2 个以上基因控制。在分析控制抗性的基因数目时,为了证实毒力回归曲线初步分析的结果,还需用卡方(χ^2)测验进行适合性检验。根据孟德尔关于一对等位基因的遗传规律,可按下列公式计算出 BC 和 F_2 在某个剂量的期望死亡率: $E_{(BC)} = (W_1 \text{ 或 } W_3) \times 0.5 + W_2 \times 0.5$; $E_{(F_2 \text{ 或 } F'_2)} = W_1 \times 0.25 + W_2 \text{ (或 } W'_2) \times 0.5 + W_3 \times 0.5$; 其中, $E_{(BC)}$ 、 $E_{(F_2 \text{ 或 } F'_2)}$ 分别为 BC 和 F_2 (或 F'_2) 在某一剂量下的期望死亡率; W_1 、 W_2 、 W_3 分别表示 S、 F_1 (或 F'_1)、R 在相应剂量的实际死亡率(由毒力回归线求得)。然后,根据 Sokal 和 Rohlf(1981)介绍的公式:

$$\chi^2 = \frac{(N_1 - pn)^2}{pqn} \quad (1)$$

$$\sum_{i=1}^n \chi^2 > \chi^2_{0.05} \quad (df = m - 1) \quad (2)$$

其中, N_1 为在某剂量的实际死亡虫数, p 为期望死亡百分率, $q = 1 - p$, n 为在此剂量的测试总虫数。由公式(1)计算出对应于某个剂量的 χ^2 ; 最后,对 BC 和 F_2 、 F'_2 的一系列期望值和观察值进行适合性检验,以系列浓度数 $m - 1$ 作自由度。如果(2)式成立说明结果与期望不适合,即抗性不是单基因遗传;反之,则抗性为单基因遗传。

2 结果与分析

2.1 褐飞虱对噻嗪酮抗性的性连锁分析

抗性亲本(R)与敏感亲本(S)正交、反交后代(F_1 , F'_1)对噻嗪酮的 LC_{50} 及其 95% 置信限分别为

2.96(2.41 ~ 3.47) mg/L 和 2.39(2.06 ~ 2.76) mg/L (表 1), 因两者的 95% 置信限区间重叠, 故两者无显著差异; 而 F_1 和 F'_1 代中雌雄比例基本为 1:1, 筛选过程中, 褐飞虱的性比也基本稳定在 1:1, 所以褐飞虱对噻嗪酮的抗性为常染色体遗传, 不受细胞质遗传的影响, 也不属于性连锁遗传。

2.2 抗性基因的显隐性程度

抗性亲本(R)、敏感亲本(S)、正交 F_1 代及反交 F'_1 代对噻嗪酮的毒力回归线、 LC_{50} 值及抗性倍数见表 1。结果表明: F_1 、 F'_1 代与敏感亲本的 LC_{50} 之比远小于其与抗性亲本的 LC_{50} 之比; 从毒力回归线(图 1)的分布也可以看出, F_1 、 F'_1 代的毒力回归线与敏感亲本的毒力回归线较为接近。同时用 Stone(1968)的公式计算得 F_1 的 D 值为 -0.3153, F'_1 的 D 值为 -0.3763, 两者都介于 -1 ~ 0 之间, 说明褐飞虱对噻嗪酮的抗性主基因是属不完全隐性。

表 1 噻嗪酮对褐飞虱亲代、 F_1 代和 F'_1 代的毒力
Table 1 Responses of resistant (R) and susceptible (S) parents and hybrid F_1 , F'_1 progenies of *Nilaparvata lugens* to buprofezin

品系 Strains	毒力回归线 LD-P line ($Y = a + bx$)	LC_{50} (95% CL) (mg/L)	抗性倍数 Resistance ratio
敏感亲本 S	$6.6499 + 2.8865x$	0.268(0.210 ~ 0.326)	1.0
抗性亲本 R	$1.6968 + 1.3345x$	298.7(232.8 ~ 388.6)	1 114.6
$F_1 (R_{\text{♀}} \times S_{\text{♂}})$	$4.0430 + 2.0291x$	2.96(2.41 ~ 3.47)	11.04
$F'_1 (S_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}})$	$4.1374 + 2.2767x$	2.39(2.06 ~ 2.76)	8.92

2.3 单个或多个抗性等位基因的统计估计

用稻茎浸渍法分别测定自交 $F_2 (F_1 \times F_1)$ 、 $F'_2 (F'_1 \times F'_1)$ 和回交 (BC: $F_{1\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$; BC': $F_{1\text{♂}} \times R_{\text{♀}}$) 后代对噻嗪酮 9 个浓度的死亡率, 并按 Georgiour 和 Garber (1965) 的公式算出每个浓度对应的期望死亡率(表 2)。

表 2 褐飞虱自交(F_2 、 F'_2)和回交 (BC、BC') 后代对噻嗪酮的剂量反应

Table 2 Dose-responses data of F_2 , F'_2 , BC and BC' progenies of <i>Nilaparvata lugens</i> to buprofezin						
浓度(mg/L) Concentration	实测校正死亡率 Adjusted mortality of testing			期望死亡率 Expected mortality		
	F_2	F'_2	BC	F_2	F'_2	BC
0.2	1.12	1.23	4.71	9.88	9.88	9.28
0.4	11.23	7.97	9.31	20.25	19.20	2.95
0.8	15.73	18.07	14.02	30.18	29.83	7.30
1.6	37.08	19.19	19.77	39.50	41.95	14.85
3.2	53.93	42.76	38.39	49.65	55.75	24.75
6.4	50.56	67.45	48.85	59.78	67.08	35.10
12.8	79.78	69.70	54.71	68.05	73.40	43.90
25.6	85.39	84.28	67.47	73.73	76.45	53.38
51.2	87.64	85.41	82.53	77.78	78.78	57.60

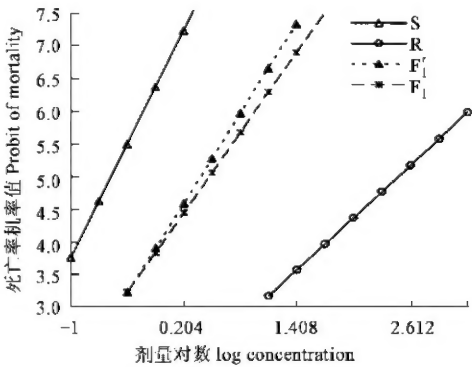


图 1 褐飞虱抗性和敏感亲本、杂交 F_1 代及 F'_1 代的毒力回归线

Fig. 1 LD-P lines for resistant (R) and susceptible (S) parents, F_1 and F'_1 progenies

of *Nilaparvata lugens* to buprofezin

R: 抗性亲本 Resistant parent; S: 敏感亲本 Susceptible parent;

F_1 : 正交后代 Progeny of $R_{\text{♀}} \times S_{\text{♂}}$;

F'_1 : 反交后代 Progeny of $S_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$.

从死亡率机率值-剂量对数反应曲线可看出: 自交 F_2 、 F'_2 及回交 (BC) 后代在死亡率 25% (机率值为 4.3255) 和 75% (机率值为 5.6745) 处没有明显的平坡(图 2、3 及表 2); 而且实测的剂量反应曲线与期望的单基因抗性遗传的剂量反应曲线间差异较大, 进一步通过实测与期望剂量反应曲线间适合性测验(χ^2 检验): F_2 、 F'_2 及回交 (BC) 后代的 χ^2 值分别为 42.11, 51.44 及 93.57, 均大于 $\chi^2_{0.05} = 15.51 (df = 8)$, 即 χ^2 检验不符合单基因假设, 因此, 褐飞虱对噻嗪酮的抗性不是由单个等位基因控制的, 而是由 2 个或 2 个以上的等位基因控制的。

3 讨论

长期以来, 人们采用许多不同的生物测定方法

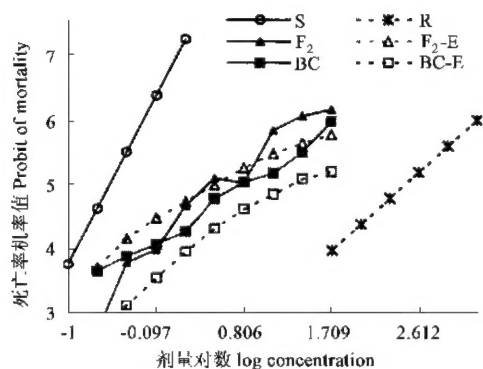


图2 褐飞虱抗性和敏感亲本、自交 F_2 及回交 BC 后代对噻嗪酮的剂量反应曲线

Fig. 2 Dose-responses curves for resistant (R) and susceptible (S) parents, F_2 and BC progenies of *Nilaparvata lugens* to buprofezin

R: 抗性亲本 Resistant parent; S: 敏感亲本 Susceptible parent; F_2 : $F_1 \times F_1$ 后代 Progeny of $F_1 \times F_1$; BC: $F_1 \times R$ 和 $F_1 \times S$ 后代 Progenies of $F_1 \times R$ and $F_1 \times S$; F_2 -E: F_2 代的期望反应曲线 Expected response curve of F_2 ; BC-E: BC 代的期望反应曲线 Expected response curve of BC.

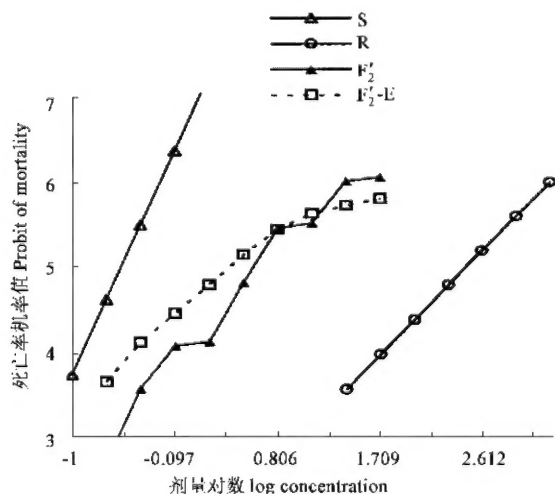


图3 褐飞虱抗性和敏感亲本、 $F_1 \times F_1$ 自交 F_2 后代对噻嗪酮的剂量反应曲线

Fig. 3 Dose-response curves for resistant (R) and susceptible (S) parents and F_2 progenies of *Nilaparvata lugens* to buprofezin

R: 抗性亲本 Resistant parent; S: 敏感亲本 Susceptible parent; F_2 : $F_1 \times F_1$ 后代 Progeny of $F_1 \times F_1$; F_2 -E: F_2 代的期望反应曲线 Expected response curve of F_2 .

来测定药剂对害虫的毒力和害虫对药剂的抗性 (Asai *et al.*, 1983; Kanno, 1987; 谭福杰, 1987; 刘贤进和顾正远, 1996)。联合国粮农组织公布的 14 类农作物害虫的抗药性测定方法中就包括了点滴法、滤纸浸渍法、喷雾法、玻片浸渍法和浸渍法等 (前 3

种方法常使用原药, 后 2 种方法使用农药制剂) (FAO, 1980)。不同的药剂, 由于其本身的性质、作用机理及防治对象等差异, 而应选择不同的测定方法 (庄永林和沈晋良, 2000)。鉴于噻嗪酮属于昆虫生长调节剂 (抑制几丁质的合成) 类杀虫剂, 不仅作用机理特殊, 而且杀虫作用缓慢, 持效期长 (Asai *et al.*, 1983); 另据报道, 水稻茎秆对噻嗪酮还有一定的内吸和渗透作用, 因此, 采用稻茎浸渍法比点滴法和药膜法更能充分反映其毒力 (庄永林和沈晋良, 2000)。本研究所用的抗性和敏感亲本均为本实验室选育的品系, 其中抗性亲本是在室内 36 代饲养期间用噻嗪酮筛选 27 代后得到的极高抗性的品系, 敏感亲本是在室内不接触任何杀虫剂饲养 63 代 (6 年) 后, 经单对选育而得到的品系。尽管两亲本对噻嗪酮的毒力回归线的斜率 (b 值) 不是很高 (分别为 1.3345 和 2.8865), 这是在已发表的许多国内外文献中常见的 (甚至斜率更低) 情况 (Gould *et al.*, 1995; Liu and Tabashnik, 1997), 但由于抗性亲本对噻嗪酮的抗性水平高达 1 110 多倍, 因此我们认为, 上述情况对抗性遗传分析的结果不会有明显影响。

国内外已有许多文献报道褐飞虱对有机氯、有机磷、氨基甲酸酯及拟除虫菊酯等许多种杀虫剂产生了抗性 (Dai and Sun, 1984; Nagata *et al.*, 1979; 毛立新和梁天锡, 1992; Hirai, 1993), 但对噻嗪酮产生抗性的速度较慢, 抗性水平较低 (刘贤进和顾正远, 1996; 庄永林和沈晋良, 2000), 其主要原因首先是褐飞虱是一种间歇性暴发成灾的害虫, 通常每 10 年中约有 2~3 年暴发成灾 (崔保平和张孝羲, 2000; 程遐年等, 2003), 一般轻发生年份不用或仅用 1 次药剂防治, 即可控制其危害, 大发生年份一般用药 1~2 次, 而且目前吡虫啉比噻嗪酮的使用更为普遍, 因此, 噻嗪酮的选择压明显较低; 其次, 褐飞虱是典型的远距离迁飞性害虫, 本研究结果表明褐飞虱对噻嗪酮的抗性属于常染色体上多基因 (2 个或 2 个以上基因) 控制的, 其主基因为不完全隐性 (F_1 代 D 值为 -0.3153, F_1 代 D 值为 -0.3763), 因此抗性和敏感的褐飞虱种群在迁飞过程中交配产生的杂合子后代对该药剂又变得较为敏感, 对抗性发展起到了明显的稀释延缓作用。为了防止或延缓褐飞虱抗性的发展, 我们认为褐飞虱的综合治理对策应在综合防治的前提下, 避免长期单独使用一种药剂防治, 在褐飞虱迁出区和迁入区之间, 迁入代和当地繁殖代之间, 应轮换使用噻嗪酮与吡虫啉或其他类型的杀虫剂, 以达到延长上述药剂的使用寿命, 持续控制这种

水稻害虫的种群数量和抗性发展。

参 考 文 献 (References)

- Asai T, Fukada M, 1983. Studies on the mode of action of buprofezin I: Nymphicidal and ovicidal activities on the brown rice planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 18(4): 550–552.
- Cheng LG, Li FL, Chen ZH, Wang YC, 1999. Genetic analysis of cartap resistance in diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.). *Acta Entomol. Sin.*, 42(1): 12–18. [程罗根, 李凤良, 陈之浩, 王荫长, 1999. 小菜蛾对杀螟丹抗性遗传的研究. 昆虫学报, 42(1): 12–18]
- Cheng XN, Wu JC, Ma F, 2003. Brown Planthopper: Occurrence and Control. Beijing: China Agriculture Press. [程遐年, 吴进才, 马飞, 2003. 褐飞虱研究与防治. 北京: 中国农业出版社]
- Dai SM, Sun CN, 1984. Pyrethroid resistance and synergism in *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae) in Taiwan. *J. Econ. Entomol.*, 77(4): 891–897.
- FAO, 1980. Recommended methods for measurement of pest resistance to pesticides. In: FAO Plant Production and Protection Paper 21. Rome.
- Finney, 1971. Probit Analysis. London: Cambridge University Press.
- Georgiou GP, Garber MJ, 1965. Studies on the inheritance of carbamate resistance in the housefly (*Musca domestica* L.). *Bull. WHO*, 32: 181–196.
- Gould F, Anderson A, Reynolds A, Bumgarner L, Moar W, 1995. Selection and genetic analysis of a *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) strain with high levels of resistance to *Bacillus thuringiensis* toxins. *J. Econ. Entomol.*, 88(6): 1 545–1 559.
- Hirai K, 1993. Recent trends of insecticide susceptibility in the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 28(3): 539–546.
- Li TW, Gao XW, Zheng BZ, Liang P, 2000. Study on genetics of avermectins resistance and population fitness in *Plutella xylostella*. *Acta Entomol. Sin.*, 43(3): 255–263. [李腾武, 高希武, 郑炳宗, 梁沛, 2000. 小菜蛾对阿维菌素的抗性遗传方式和相对适合度研究. 昆虫学报, 43(3): 255–263]
- Li YG, Tang ZH, Liu WD, 1983. The genetic modality of resistance to malathion in *Culex pipiens pallens*. *Contr. Shanghai Inst. Entomol.*, 3: 85–92. [黎云根, 唐振华, 刘维德, 1983. 抗马拉硫磷淡色库蚊的形式遗传研究. 昆虫学研究集刊, 3: 85–92]
- Liu YB, Tabashnik B, 1997. Inheritance of resistance to the *Bacillus thuringiensis* toxin CryIc in the diamondback moth. *Appl. Environ. Microbiol.*, 63(6): 2 218–2 223.
- Liu XJ, Gu ZY, 1996. Monitoring and selection of insecticide resistance of the brown planthopper to methamidophos and buprofezin. *Plant Protection*, 22(2): 3–6. [刘贤进, 顾正远, 1996. 褐飞虱对甲胺磷、扑虱灵的抗性现状及发展趋势. 植物保护, 22(2): 3–6]
- Kanno H, 1987. An approach to a novel insect growth regulator buprofezin (Applaud). *Pure Appl. Chem.*, 59(8): 1 027–1 032.
- Mao LX, Liang TX, 1992. Monitoring of resistance to insecticides in rice planthopper. *Chinese Rice Science*, 6(2): 70–76. [毛立新, 梁天锡, 1992. 稻飞虱对十三种杀虫剂的抗性监测. 中国水稻科学, 6(2): 70–76]
- Nagata T, Masuda T, Moriya S, 1979. Development of insecticide resistance in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 14(3): 264–269.
- Roush RT, Croft BA, 1986. Experimental population genetics and ecological studies of pesticide resistance in insects and mites. In: National Research Council ed. Pesticide Resistance: Strategies and Tactics for Management. Washington, DC: National Academy Press. 257–270.
- Shen JL, Wu YD, 1995. Insecticide Resistance and Resistance Management in *Helicoverpa armigera* (Hübner). Beijing: China Agriculture Press. 259–280. [沈晋良, 吴益东, 1995. 棉铃虫抗药性及其治理. 北京: 中国农业出版社. 259–280]
- Sokal RR, Rohlf RL, 1981. Biometry. 2nd ed. New York NY: Freeman and Company.
- Stone BF, 1968. A formula for determining degree of dominance in cases of monofactorial inheritance of resistance to chemicals. *WHO Bull.*, 38: 325–326.
- Tabashnik BE, 1992. Resistance risk assessment: realized heritability of resistance to *Bacillus thuringiensis* in diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae), tobacco budworm (Lepidoptera: Noctuidae), and Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). *J. Econ. Entomol.*, 85(5): 1 551–1 559.
- Tan FJ, 1987. Methods for testing resistance of agricultural pests to pesticides. *J. Nanjing Agric. Univ.*, 10 (Suppl.): 107–122. [谭福杰, 1987. 农业害虫抗药性测定方法. 南京农业大学学报, 10 (增): 107–122]
- Tsukamoto M, 1963. The log dosage-probit mortality curve in genetic researches of insect resistance to insecticides. *Botyu-Kagaku*, 28: 91–98.
- Tsukamoto M, 1983. Methods of genetic analysis of insecticide resistance. In: Georgiou GP, Saito T eds. Pest Resistance to Pesticides. New York and London: Plenum Press. 225–235.
- Whitten CJ, 1978. Inheritance of methyl parathion resistance in tobacco budworm larvae. *J. Econ. Entomol.*, 71(6): 971–974.
- Wu YD, Shen JL, You ZP, 1995. Genetic analysis of fenvalerate resistance in cotton bollworm *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomol. Sin.*, 38(1): 20–24. [吴益东, 沈晋良, 尤子平, 1995. 棉铃虫对氰戊菊酯抗性遗传分析. 昆虫学报, 38(1): 20–24]
- Zhai BP, Zhang XX, 2000. Development of the outbreak of important rice pests and its surveillance: review and prospects. *Entomological Knowledge*, 37(1): 41–45. [翟保平, 张孝羲, 2000. 水稻重大害虫的灾变规律及其预警: 回顾与展望. 昆虫知识, 37(1): 41–45]
- Zhuang YL, Shen JL, 2000. A method for monitoring of resistance to buprofezin in brown planthopper. *J. Nanjing Agric. Univ.*, 23(3): 114–117. [庄永林, 沈晋良, 2000. 稻褐飞虱对噻嗪酮抗性的检测技术. 南京农业大学学报, 23(3): 114–117]

(责任编辑: 黄玲巧)